中国生态农业学报 2017 年 9 月 第 25 卷 第 9 期
Chinese Journal of Eco-Agriculture, Sep. 2017, 25(9): 1345−1350

DOI: 10.13930/j.cnki.cjea.170079

李爽，孙亮亮，白丽丽，王文颖，万金鹏，刘小京，马金虎，徐进. 类黄酮参与调控中亚滨藜幼苗对盐胁迫的耐受性[J]. 中国生态农业学报, 2017, 25(9): 1345−1350

Li S, Sun L L, Bai L L, Wang W Y, Wan J P, Liu X J, Ma J H, Xu J. Flavonoid is associated with salt stress tolerance in *Atriplex centralasiatica* seedlings[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2017, 25(9): 1345−1350

类黄酮参与调控中亚滨藜幼苗对盐胁迫的耐受性*

李 爽[1,2]，孙亮亮[1,3]，白丽丽[1,4]，王文颖[4]，万金鹏[1]，
刘小京[5]，马金虎[3]，徐 进[1**]

(1. 中国科学院西双版纳热带植物园 昆明 650223; 2. 中国科学院大学 北京 100049; 3. 山西农业大学农学院 太谷 030801; 4. 青海师范大学生命与地理科学学院 西宁 810008; 5. 中国科学院遗传与发育生物学研究所农业资源研究中心 石家庄 050022)

摘 要：中亚滨藜是一种典型的盐生植物，广泛分布在我国盐碱地区。前期研究中，我们发现盐胁迫显著诱导了中亚滨藜幼苗根尖类黄酮的累积，但其中的生理机理尚不完全清楚。在不同盐浓度(50 mmol·L^{-1}、100 mmol·L^{-1}、250 mmol·L^{-1}、500 mmol·L^{-1}、600 mmol·L^{-1} NaCl)处理下，通过添加 KNO_3(25 mmol·L^{-1}、35 mmol·L^{-1})和外源槲皮素 (100 nmol·L^{-1} quercetin)，采用植物生理学和生物化学等研究方法，分析了盐诱导的类黄酮累积在调节中亚滨藜幼苗耐盐性中的生理机理。研究结果表明，使用外源类黄酮类物质——槲皮素进行处理，一方面更加抑制了盐胁迫下幼苗主根的生长，同时还显著降低了根部 H_2O_2 的累积和幼苗在盐胁迫下的 MDA 水平，但使可溶性糖含量显著升高。这些结果表明，槲皮素通过抑制主根生长，影响了中亚滨藜根系结构；通过降低氧化伤害，提高了中亚滨藜幼苗对盐胁迫的耐受性。盐胁迫还显著诱导了中亚滨藜幼苗对硝酸盐(NO_3^-)的累积，使用 25 mmol·L^{-1} 和 35 mmol·L^{-1} KNO_3 处理，可显著诱导其幼苗根尖类黄酮的累积。这些结果表明，硝态氮可能通过影响类黄酮途径，从而参与调控了中亚滨藜幼苗的耐盐性。本研究为进一步揭示中亚滨藜耐盐的生理与分子机制，以及类黄酮参与调控中亚滨藜耐盐性的生理与分子机理提供了理论基础；同时为使用现代生物技术和农艺措施提高作物耐盐性、改良盐碱地提供了理论依据和技术支持。

关键词：中亚滨藜；盐胁迫；类黄酮；硝酸盐；根系
中图分类号：X592 **文献标识码：**A **文章编号：**1671-3990(2017)09-1345-06

Flavonoid is associated with salt stress tolerance in *Atriplex centralasiatica* seedlings*

LI Shuang[1,2], SUN Liangliang[1,3], BAI Lili[1,4], WANG Wenying[4], WAN Jinpeng[1],
LIU Xiaojing[5], MA Jinhu[3], XU Jin[1**]

(1. Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 3. College of Agronomy, Shanxi Agricultural University, Taigu 030801, China; 4. College of Life Science and Geography, Qinghai Normal University, Xining 810008, China; 5. Center for Agricultural Resources Research, Institute of Genetics and Developmental Biology, Chinese Academy of Sciences, Shijiazhuang 050022, China)

---

* 国家自然科学基金项目(31272239, 31170228)和云南省中青年学术带头人后备人才项目(2014HB043)资助
** 通讯作者：徐进，主要从事植物耐逆的生理与分子生物学研究。E-mail: xujin@xtbg.ac.cn
李爽，主要从事盐生植物耐逆机理研究。
收稿日期: 2017-01-22 接受日期: 2017-04-27

* This study was supported by the National Natural Science Foundation of China (31272239, 31170228) and Yunnan Province Foundation for Leaders of Disciplines in Science (2014HB043).
** Corresponding author, E-mail: xujin@xtbg.ac.cn
Received Jan. 22, 2017; accepted Apr. 27, 2017

Abstract: *Atriplex centralasiatica* is a typical halophyte that widely grows in saline areas of China. In earlier studies, we found that salt stress markedly induced the accumulation of flavonoid in the roots of *A. centralasiatica* seedlings. By integrating the physiological and biochemical analyses in this study, the physiological mechanisms of salt-induced flavonoid accumulation in the roots of *A. centralasiatica* seedlings were investigated by supplementing with KNO_3 (25 and 35 mmol·L^{-1}) and exogenous quercetin (100 nmol·L^{-1} quercetin) in different salinity-treated seedlings (50, 100, 250, 500 and 600 mmol·L^{-1} NaCl). Our results indicated that supplementation of exogenous quercetin markedly suppressed primary root (PR) growth and the accumulation of both H_2O_2 and MDA in roots, whereas it markedly increased soluble sugar levels in seedlings. This indicated that exogenous flavonoid — quercetin affected root system architecture by suppressing PR growth and improved salt tolerance by reducing oxidative damage in *A. centralasiatica* seedlings. Salt stress also induced the accumulation of nitrate (NO_3^-) in *A. centralasiatica* seedlings. We found that treatment with 25 and 35 mmol·L^{-1} KNO_3 markedly induced the accumulation of flavonoid in root tips of *A. centralasiatica* seedlings. All in all, the results indicated that nitrate modulated salt tolerance in *A. centralasiatica* seedlings by flavonoid pathway. This knowledge was helpful for further elucidating the physiological and molecular mechanisms of salt tolerance in *A. centralasiatica*. It also provided further insights into novel strategies for breeding and cultivating salt-tolerant crops and improved saline-alkali soils using modern biotechnology and agricultural measure.

Keywords: *Atriplex centralasiatica*; Salt stress; Flavonoid; Nitrate; Roots

土壤盐渍化是导致作物生长不良、品质和产量下降的一个重要原因。研究表明，盐胁迫对植物的毒害包括渗透胁迫、离子毒害、氧化胁迫和营养失衡等方面[1-2]。首先，由于外界盐离子浓度高导致水势下降，植物吸水困难，产生渗透胁迫[3]；盐胁迫降低了抗氧化酶的活性，促进了活性氧(ROS)的累积和膜脂过氧化[4]；从植物营养的角度来看，盐胁迫抑制了根系对营养元素(如N、P、Zn、Fe等)的吸收和累积，从而影响生长[5]。

中亚滨藜(*Atriplex centralasiatica*)是一种典型的盐生植物，广泛分布在我国华北、西北地区。盆栽和田间试验表明，中亚滨藜的平均耐盐能力在15 g(Na^+)·kg^{-1}(soil)，耐盐极限为20 g(Na^+)·kg^{-1}(soil)[6]。近年来，对中亚滨藜的耐盐机理有了较为深入的理解[6-7]。

类黄酮是植物体内一种重要的次生代谢物质，广泛参与了调控植物生长发育和抗逆的各种生物学过程。从苹果(*Malus pumila*)外果皮中提取纯化的类黄酮类化合物Naringenin和rutin，可以有效地阻止DNA损伤[8]。类黄酮含量较低的植物，表现出对紫外线辐射更高的敏感性[9-10]。许多研究表明，类黄酮参与调控了植物体内生长素的极性运输[11-12]。类黄酮合成缺陷的拟南芥(*Arabidopsis thaliana*) *transparent testa* (*tt*)突变体表现出较高的生长素运输能力，并引起了表型改变[13]。这些研究表明，类黄酮在植物生长发育过程中起着重要的调节作用。

植物氮素营养主要包括铵态氮(NH_4^+)与硝态氮(NO_3^-)两种形式，但是植物大量吸收铵态氮会导致铵中毒，而吸收硝态氮则不会产生危害[14]。因此，通常情况下随着外界供氮水平的提高，植物可以吸收超过本身生长所需的硝态氮量，其中的一部分被硝酸还原酶(NR)还原成NH_4^+，而多余的NO_3^-都存贮在液泡中[15]。这些在液泡中存储的NO_3^-起到了维持细胞渗透平衡的功能[16]。Song等[17]在盐地碱蓬(*Suaeda salsa*)中的研究表明，植株对NO_3^-的累积能力与耐盐能力呈一定的正相关。在大麦(*Hordeum vulgare*)中的研究表明，耐盐性弱的品种在盐胁迫下对NO_3^-的累积能力明显下降，而耐盐性强的品种对NO_3^-的吸收反而提高[18]。在盐生植物囊果碱蓬(*Suaeda physophora*)中的研究表明，长期盐胁迫下，会形成有利于NO_3^-吸收的运输蛋白系统[19]。然而，NO_3^-仅仅是提供了渗透调节物质，还是参与了某种耐盐的机制，目前为止还缺乏详细的研究。前期研究中，我们发现，盐胁迫显著诱导了中亚滨藜幼苗根系类黄酮的累积，但其中的生理机理尚不清楚。因此，本研究以中亚滨藜为材料，对类黄酮参与调控中亚滨藜幼苗对盐胁迫的耐受性进行了研究。这些研究结果可为深入探明类黄酮在参与调控植物耐盐性中的生理与分子机理提供理论基础。

1 材料和方法

1.1 植物材料及试验设计

中亚滨藜种子由中国科学院南皮生态农业试验站提供。以中亚滨藜的黄色种子为研究材料，植物材料均采用水培方法，人工气候室内生长，基本条件：光强300 μmol·m^{-2}·s^{-1}，光周期14 h；温度(28±1) ℃。种子在湿润的双层滤纸上萌发催芽。Hoagland营养液配方参照Xu等[7]的方法。萌发4 d后

的幼苗，转移到各处理液中。盐处理浓度分别为 0 mmol·L^{-1}、50 mmol·L^{-1}、100 mmol·L^{-1}、250 mmol·L^{-1}、500 mmol·L^{-1}和600 mmol·L^{-1} NaCl; 硝态氮处理使用25 mmol·L^{-1}、35 mmol·L^{-1} KNO_3; 外源槲皮素处理浓度为100 nmol·L^{-1}。幼苗在 25 ℃, 3 000 lx, 16 h/8 h 光周期下培养 2 d 后，取样进行如下生理学分析。每处理重复 3 次。

1.2　植物生理指标的测定

1)根长测定: 在各处理液中培养 2 d 后，将根平展在培养皿中，在扫描仪(EPSON PERFECTION V350 PHOTO)上扫描根部，通过 photoshop 软件测量根长。每处理取 30 株幼苗进行统计分析。

2)类黄酮荧光检测: 参考 Murphy 等[13]的方法，使用 DPBA(2-aminoethyl diphenylborinate)荧光染料进行根尖类黄酮含量分析。幼苗在各处理液中培养 2 d 后，剪取根尖 2 cm，置于 DPBA 工作液中进行染色。每处理取 15 株幼苗的主根根尖进行分析。

3)可溶性糖、H_2O_2、NO_3^-和 MDA 含量测定: 幼苗在各处理液中培养 2 d 后，分别剪取幼苗的根部或全株，准确称取 500 mg，置于 EP 管中准备进行生化分析。可溶性糖、NO_3^-、H_2O_2 和 MDA 含量测定参照 Xu 等[7,20]的方法。可溶性糖和 MDA 含量测定取全株幼苗，而 NO_3^-和 H_2O_2 含量测定取处理后的幼苗根部进行检测。重复 3 次。

2　结果与分析

2.1　盐胁迫诱导了中亚滨藜根尖类黄酮的累积

为检测盐胁迫是否影响中亚滨藜根尖类黄酮水平，使用 DPBA 荧光染料对盐胁迫下中亚滨藜根尖类黄酮的含量进行了检测。如图 1, DPBA 荧光染色分析表明，盐胁迫显著诱导了中亚滨藜幼苗根部类黄酮的累积；并且随着盐浓度的升高，DPBA 荧光逐渐增强。但在高浓度的盐处理下(500 mmol·L^{-1}和 600 mmol·L^{-1} NaCl), DPBA 荧光显著降低。

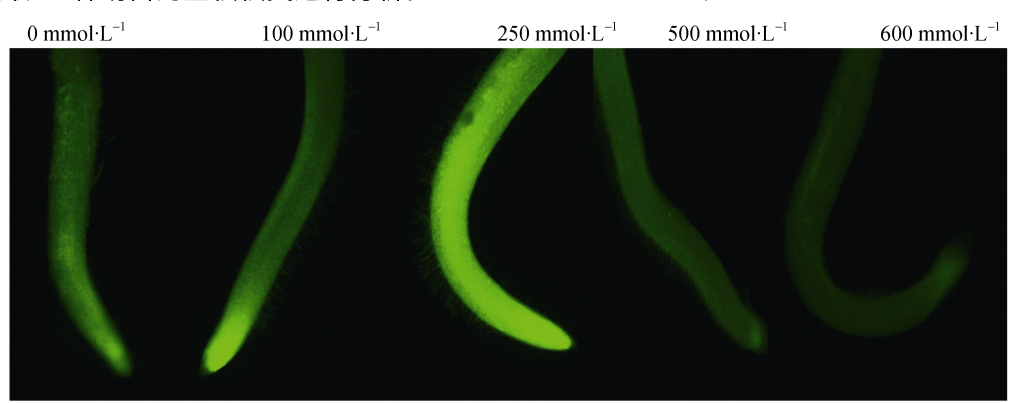


图 1　不同浓度 NaCl 胁迫下中亚滨藜根尖类黄酮的累积

Fig. 1　Effects of different salt stresses on the flavonoid accumulation in root tips of *Atriplex centralasiatica* seedlings

2.2　外源槲皮素抑制了盐胁迫下中亚滨藜幼苗主根的生长

为探明类黄酮在调控盐胁迫下中亚滨藜幼苗根系生长中的作用，使用槲皮素处理，分析外源类黄酮对盐胁迫下中亚滨藜种子萌发和早期幼苗根长的影响。槲皮素是植物体内一种重要的类黄酮类物质，并被广泛用于研究类黄酮在植物生长发育中作用[10]。如图 2, 100 nmol·L^{-1} 槲皮素处理显著抑制了中亚滨藜在盐胁迫下幼苗主根生长。盐胁迫显著抑制了中亚滨藜幼苗主根生长，外源槲皮素处理后，更加抑制了主根幼苗的生长。这些结果表明，盐胁迫诱导的根尖槲皮素累积，可能是引起主根抑制的原因之一。

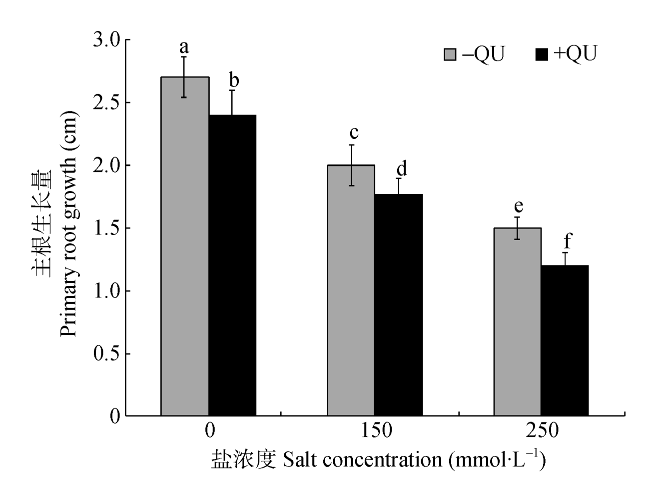


图 2　外源槲皮素(QU)对盐胁迫下中亚滨藜幼苗主根生长的影响

Fig. 2　Effect of exogenous quercetin (QU) on the primary root growth of *Atriplex centralasiatica* seedlings under salt stress

2.3　外源槲皮素提高了盐胁迫下叶片可溶性糖含量、降低了 MDA 含量和根部 H_2O_2 水平

为深入了解类黄酮对中亚滨藜幼苗耐盐性的影

响，我们还分析了槲皮素对盐胁迫下幼苗可溶性糖、MDA 和根部 H_2O_2 水平的影响。盐胁迫显著降低了叶片可溶性糖的含量。盐胁迫下，经外源槲皮素处理的幼苗，叶片中可溶性糖含量比单独盐胁迫处理下的幼苗显著提高(图 3A)。

盐胁迫显著升高了叶片中 MDA 含量和根部 H_2O_2 水平。盐胁迫下，经外源槲皮素处理的幼苗叶片中，MDA 含量比单独盐胁迫处理下的幼苗显著低(图 3B)；使用槲皮素处理还显著降低了根部 H_2O_2 的水平(图 3C)。这些结果表明，外源槲皮素处理抑制了主根生长，但提高了幼苗的耐盐性。

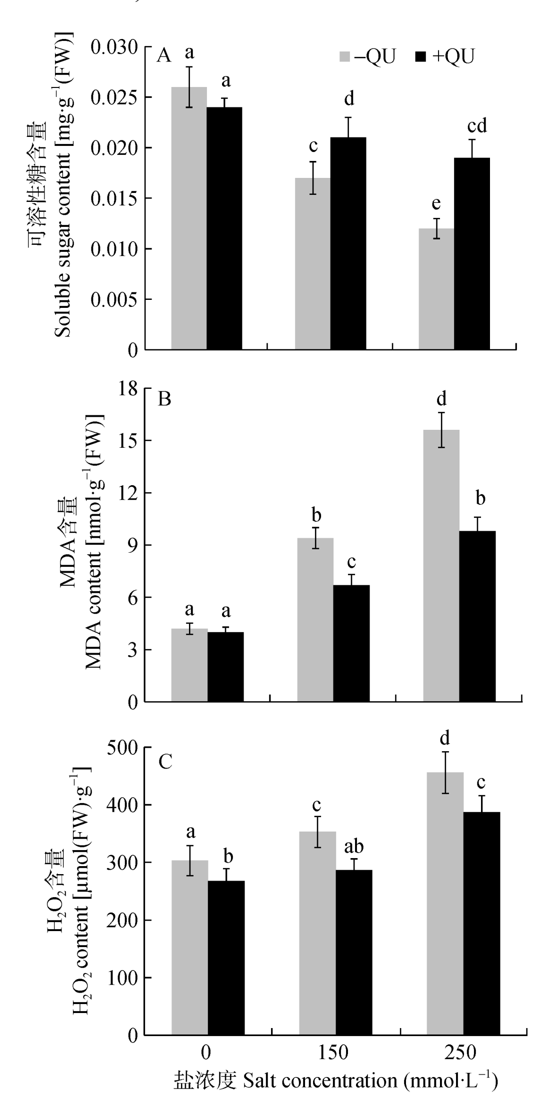


图 3 外源槲皮素(QU)对盐胁迫下中亚滨藜幼苗可溶性糖(A)、MDA(B)和 H_2O_2(C)含量的影响

Fig. 3 Effect of exogenous quercetin (QU) on the contents of soluble sugar (A), MDA (B), and H_2O_2 (C) of *Atriplex centralasiatica* seedlings under salt stress

2.4 盐胁迫诱导了中亚滨藜幼苗根部对 NO_3^-的累积

已有研究表明，植株对 NO_3^-的累积能力与耐盐能力呈一定的正相关[17-18]。因此，我们检测了盐胁迫下中亚滨藜幼苗根部对 NO_3^-的累积水平。我们发现，盐胁迫显著影响了幼苗根系 NO_3^-的水平。在 0~250 mmol·L^{-1} 盐胁迫下，幼苗根系中 NO_3^-的水平逐渐升高；但更高浓度的盐处理下(500 mmol·L^{-1} 和 600 mmol·L^{-1} NaCl)，植株根部 NO_3^-含量显著降低(图 4)。

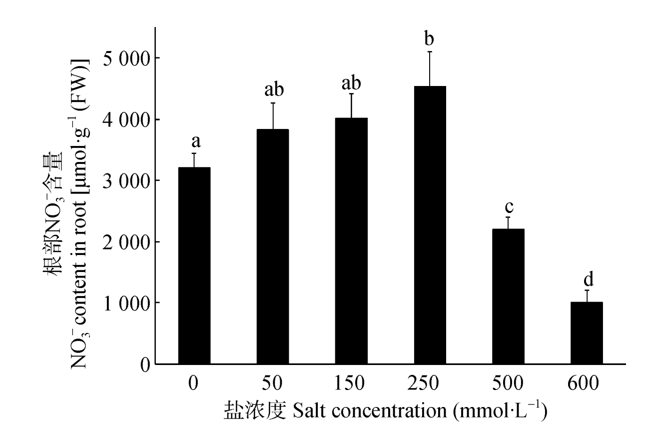


图 4 盐胁迫对中亚滨藜幼苗根部 NO_3^-含量的影响

Fig. 4 Effect of salt stress on the NO_3^- content in roots of *Atriplex centralasiatica* seedlings

2.5 NO_3^-处理诱导了根尖类黄酮的累积

为探明幼苗体内 NO_3^-的累积是否影响了类黄酮的水平，使用 DPBA 荧光染色，分析了不同 NO_3^-处理下幼苗根尖类黄酮的水平。如图 5，不同浓度 KNO_3处理下，中亚滨藜幼苗根尖 DPBA 荧光均显著增强。这些结果表明，幼苗体内 NO_3^-的累积提高了根尖类黄酮的水平。

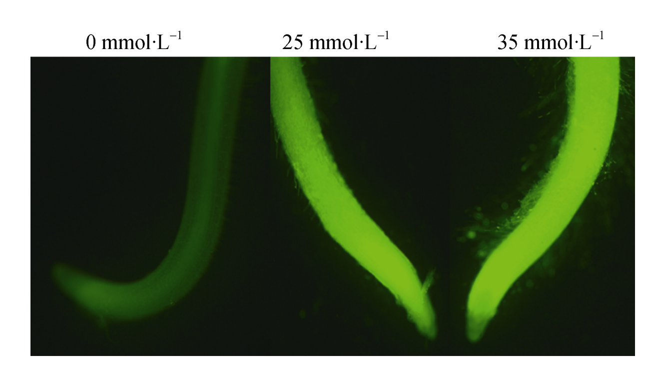


图 5 不同浓度 NO_3^-处理下(25 mmol·L^{-1} 和 35 mmol·L^{-1} KNO_3)中亚滨藜根尖类黄酮的累积

Fig. 5 Effect of different concentrations of NO_3^- (25 mmol·L^{-1} and 35 mmol·L^{-1} KNO_3) on flavonoid accumulation in root tips of *Atriplex centralasiatica* seedlings

3 讨论

通常情况下，盐胁迫会抑制植物对 NO_3^-的吸收和运输，从而加重了植物的渗透胁迫。例如，拟南芥和小麦(*Triticum aestivum*)幼苗对 NO_3^-的吸收与运输会受到高浓度盐处理的抑制。但盐生植物却表现出

明显的不同。一些研究表明, 盐生植物(如盐地碱蓬)对 NO_3^-的累积能力与耐盐能力呈一定的正相关; 在大麦中的研究也表明, 耐盐性强的品种对 NO_3^-的吸收提高, 而耐盐性弱的品种在盐胁迫下对 NO_3^-的累积能力明显下降[17-18]。这些研究表明, NO_3^-的吸收和累积是盐生植物维持耐盐能力的一个重要生理机制, 但其机理尚不清楚。本研究发现, 不同浓度的盐胁迫均显著诱导了中亚滨藜幼苗根系和叶片中 NO_3^-的含量, 表明 NO_3^-可能参与调控了中亚滨藜耐盐响应过程。进一步的研究发现, 盐胁迫和 NO_3^-处理均能显著提高中亚滨藜幼苗根部类黄酮的累积; 外源类黄酮处理下的幼苗, 主根生长受到抑制, 但叶片中叶绿素和可溶性糖的含量升高, 同时外源类黄酮处理还降低了幼苗 MDA 含量和 H_2O_2的水平。这些结果表明, 类黄酮改变了中亚滨藜幼苗的根系构型, 同时提高了幼苗的抗氧化能力, 因此提高了中亚滨藜幼苗对盐胁迫的耐受性。

植物主根生长分别受 ROS 信号途径和生长素–细胞分裂素途径调控[21]。根尖高浓度的 H_2O_2 抑制主根生长, 但 O_2^-在根尖分生区的累积则促进了主根伸长[21-22]。因此, 植物的主根通过精确调控根尖 ROS 平衡来决定主根的生长[21]。影响主根生长的另一个重要的信号途径是生长素–细胞分裂素信号途径。细胞分裂素通过影响 Aux/IAA 蛋白 SHY2, 抑制了主根生长; 生长素信号途径通过调控 PLETHORA(PLT)蛋白在根尖的梯度分布, 影响了根尖分生区发育, 从而影响了主根生长[23]。类黄酮是植物体内一类重要的具有抗氧化和 ROS 清除能力的次生代谢物质[24-25]; 类黄酮还影响植物体内正常的 IAA 代谢, 并干扰生长素的运输[25-27]。在本研究发现, 外源类黄酮类物质槲皮素处理后, 中亚滨藜幼苗根尖 H_2O_2 含量降低, 但是主根生长受到抑制。这表明, 外源类黄酮对中亚滨藜幼苗主根生长的抑制作用不是通过 ROS 信号途径。已有研究表明, 类黄酮是生长素运输的抑制剂[11-12]。使用外源类黄酮槲皮素处理后, 通过抑制生长素输出蛋白 PIN 蛋白在根尖的累积, 降低了生长素从地上部向根尖的极性运输过程, 从而减少了根尖生长素的累积, 因而影响了主根生长[25-26]。由此推测, 外源槲皮素可能正是通过这一途径抑制了中亚滨藜幼苗的主根生长, 其中详细的分子机制还有待于进一步研究。我们的结果表明, 盐胁迫下中亚滨藜幼苗根部累积的类黄酮参与调控了盐诱导的根系结构重排。

4　结论

本研究结果表明, 盐胁迫诱导了中亚滨藜幼苗对 NO_3^-的累积, 进而提高了幼苗中类黄酮的水平; 类黄酮通过降低根部 MDA 含量和 H_2O_2水平, 缓解了盐胁迫对幼苗的氧化伤害, 从而提高了幼苗的耐盐性; 同时盐胁迫诱导的类黄酮累积还抑制了幼苗主根的生长, 因而改变了根系结构。这些研究表明, 盐胁迫诱导的中亚滨藜幼苗对 NO_3^-的累积, 可能通过类黄酮途径参与调控中亚滨藜的耐盐性。本研究揭示了类黄酮在调控植物耐非生物逆境中的新功能, 为继续深入了解类黄酮的生物学功能, 及进一步通过生物技术手段提高植物耐盐性提供了理论依据。

参考文献 References

[1] 李平华, 张慧, 王宝山. 盐胁迫下植物细胞离子稳态重建机制[J]. 西北植物学报, 2003, 23(10): 1810–1817
Li P H, Zhang H, Wang B S. Ionic homeostasis of plant under salt stress[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2003, 23(10): 1810–1817

[2] Zhu J H, Lee B H, Dellinger M, et al. A cellulose synthase-like protein is required for osmotic stress tolerance in *Arabidopsis*[J]. The Plant Journal, 2010, 63(1): 128–140

[3] Tsai Y C, Hong C Y, Liu L F, et al. Relative importance of Na^+ and Cl^- in NaCl-induced antioxidant systems in roots of rice seedlings[J]. Physiologia Plantarum, 2004, 122(1): 86–94

[4] Chinnusamy V, Zhu J H, Zhu J K. Salt stress signaling and mechanisms of plant salt tolerance[J]. Genetic Engineering, 2006, 27: 141–177

[5] Marschner H. Mineral Nutrition of Higher Plants[M]. London, Boston: Academic Press, 1995

[6] 黄玮. 旱盐胁迫对盐生植物生长及渗透调节物质的影响[D]. 北京: 中国科学院研究生院, 2006
Huang W. Interactive effect of salinity and water stress on growth and osmotica of halophytes *Suaeda salse* and *Atriplex centralasiatica*[D]. Beijing: Graduate University of Chinese Academy of Sciences, 2006

[7] Xu J, Yin H X, Yang L L, et al. Differential salt tolerance in seedlings derived from dimorphic seeds of *Atriplex centralasiatica*: From physiology to molecular analysis[J]. Planta, 2011, 233(5): 859–871

[8] Kootstra A. Protection from UV-B-induced DNA damage by flavonoids[J]. Plant Molecular Biology, 1994, 26(2): 771–774

[9] Karabourniotis G, Papadopoulos K, Papamarkou M, et al. Ultraviolet-B radiation absorbing capacity of leaf hairs[J]. Physiologia Plantarum, 1992, 86(3): 414–418

[10] Li J, Ou-Lee T M, Raba R, et al. Arabidopsis flavonoid mutants are hypersensitive to UV-B irradiation[J]. The Plant Cell, 1993, 5(2): 171–179

[11] Jacobs M, Rubery P H. Naturally occurring auxin transport regulators[J]. Science, 1988, 241(4863): 346–349

[12] Muday G K, DeLong A. Polar auxin transport: Controlling

where and how much[J]. Trends in Plant Science, 2001, 6(11): 535–542
[13] Murphy A, Peer W A, Taiz L. Regulation of auxin transport by aminopeptidases and endogenous flavonoids[J]. Planta, 2000, 211(3): 315–324
[14] Miflin B J, Lea P J. Ammonia assimilation[M]//Miflin B J. The Biochemistry of Plants. Vol. 5. Amino Acids and Their Derivatives. New York: Academic Press, 1980: 169–202
[15] 段英华, 范晓荣, 李奕林, 等. 水稻增硝营养的生理与分子生物学机制[J]. 中国农业科学, 2008, 41(6): 1708–1716
Duan Y H, Fan X R, Li Y L, et al. Physiological and molecular mechanisms of enhanced nitrate nutrition in rice[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2008, 41(6): 1708–1716
[16] Martinoia E, Heck U, Wiemken A. Vacuoles as storage compartments for nitrate in barley leaves[J]. Nature, 1981, 289(5795): 292–294
[17] Song J, Ding X D, Feng G, et al. Nutritional and osmotic roles of nitrate in a euhalophyte and a xerophyte in saline conditions[J]. New Phytologist, 2006, 171(2): 357–366
[18] 龚明, 赵方杰. 吴颂如, 等. NaCl 胁迫对大麦硝酸盐吸收和有关的酶活性的影响[J]. 植物生理学通讯, 1990, (2): 13–16
Gong M, Zhao F J, Wu S R, et al. Influences of NaCl stress on nitrate uptake and related enzyme activities of barley seedlings[J]. Plant Physiology Communications, 1990, (2): 13–16
[19] 丁效东, 张士荣, 米国华, 等. NaCl 对真盐生植物囊果碱蓬硝态氮吸收亲和力系统的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2011, 17(1): 175–179
Ding X D, Zhang S R, Mi G H, et al. The effects of NaCl on affinity nitrate transport system in *Suaeda physophora* Pall.[J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 2011, 17(1): 175–179
[20] Xu J, Yin H X, Li Y L, et al. Nitric oxide is associated with long-term zinc tolerance in *Solanum nigrum*[J]. Plant Physiology, 2010, 154(3): 1319–1334
[21] Wells D M, Wilson M H, Bennett M J. Feeling UPBEAT about growth: Linking ROS gradients and cell proliferation[J]. Developmental Cell, 2010, 19(5): 644–646
[22] Tsukagoshi H, Busch W, Benfey P N. Transcriptional regulation of ROS controls transition from proliferation to differentiation in the root[J]. Cell, 2010, 143(4): 606–616
[23] Ioio R D, Nakamura K, Moubayidin L, et al. A genetic framework for the control of cell division and differentiation in the root meristem[J]. Science, 2008, 322(5906): 1380–1384
[24] Watkins J M, Hechler P J, Muday G K. Ethylene-induced flavonol accumulation in guard cells suppresses reactive oxygen species and moderates stomatal aperture[J]. Plant Physiology, 2014, 164(4): 1707–1717
[25] Silva-Navas J, Moreno-Risueño M A, Manzano C, et al. Flavonols mediate root phototropism and growth through regulation of proliferation-to-differentiation transition[J]. The Plant Cell, 2016, doi: 10.1105/tpc.15.00857
[26] Peer W A, Bandyopadhyay A, Blakeslee J J, et al. Variation in expression and protein localization of the PIN family of auxin efflux facilitator proteins in flavonoid mutants with altered auxin transport in *Arabidopsis thaliana*[J]. The Plant Cell, 2004, 16(7): 1898–1911
[27] Peer W A, Murphy A S. Flavonoids and auxin transport: Modulators or regulators?[J]. Trends in Plant Science, 2014, 12(12): 556–563